

Präsenz und Bedeutung symbiotischer Beziehungssysteme

ALEXANDER SCHMIDT

Die folgende Abhandlung enthält (teilweise modifizierte) Passagen aus einem Exposé, welches für ein Forschungsprojekt an der Ernst-Moritz-Arndt-Universität zu Greifswald entwickelt wurde.

Den Symbiosen kommt in den Lebensgemeinschaften eine nicht zu unterschätzende Bedeutung zu. Sie zeichnen sich nicht nur durch ihre große Abundanz, sondern auch durch ihren bemerkenswerten ökologischen Stellenwert aus: Symbiotische Assoziationen übernehmen zentrale Funktionen in den Biozöosen, beispielsweise indem sie die effizientere Ausnutzung oder Mobilisierung von Nährstoffen bewirken. Außerdem kommen sie nicht selten als wesentliche Pionierbesiedler oder Strukturgeber in Betracht und bilden oftmals die Grundlage komplexerer biotischer Netzwerke.

Vorbemerkung

Die Ursprünge allen rezenten Lebens, ob in Form von Zellen, komplexen Organismen oder Biozöosen, reichen – den heutigen Erkenntnissen zufolge – bis etwa vier Milliarden Jahre zurück. Seitdem konnte sich eine nahezu unerschöpfliche Biodiversität – in Folge von Anpassungen, Spezialisierungen und erweiterten Lebenspotentialen – entfalten. Die Lebewesen entwickelten dabei die unterschiedlichsten Möglichkeiten, die begrenzten Ressourcen effizienter zu nutzen und das jeweilige Umfeld mitzugestalten. Dabei bildeten sich vielfältige Wechselbeziehungen zwischen den Organismen heraus, die ein weites Spektrum – von antagonistischen bzw. konfrontativen bis zu mutualistischen bzw. kooperativen Interaktionsmustern – erkennen lassen.

Widmete man den Antagonismen wie Epitismus (Beutegreifer-Beute-Beziehung) und Konkurrenz in der Ökologie ein ausgesprochen hohes Maß an Aufmerksamkeit, wurden Mutualismen nicht selten als Ausnahme- oder Randerscheinungen gedeutet; selbst die evolutionstheoretischen Begründungspfade basierten in erster Linie auf der Annahme, dass die Vielfalt und Komplexität des Lebens (vordergründig) auf antagonistische Interaktionen zurückzuführen seien. Erst in den letzten Jahrzehnten wurde dem Kooperationsprinzip eine zunehmende Beachtung entgegengebracht und erkannt, dass dieses ebenso maßgebend die Evolution und die Interaktionen der Lebewesen bestimmt.

Charakterisierung des Symbiosephänomens

Der Gebrauch des **Symbiose**begriffs weist in der Fachliteratur erhebliche Differenzen auf und reicht von sehr eng gefassten Definitionen wie z.B. bei KRATOCHWIL & SCHWABE (2001) oder BICK (1999) im Sinne lebensnotwendiger (obligater) Mutualismen auf engem physischem Niveau bis zu umfassenderen Interpretationen, die jegliche Formen des „Zusammenlebens“ artverschiedener Organismen einschließen (vgl. z.B. MEYER-REIL 2005: 159)¹.

Im Rahmen der nachstehenden kurzen Abhandlung werden tendenziell (jedoch nicht ausschließlich) *kooperative Symbiosen* angesprochen, ohne dass dies ausdrücklich erwähnt werden muss, zumal sich parasitische, parabiologische und mutualistische Symbiosen häufig nicht eindeutig gegeneinander abgrenzen lassen, sondern in der Art eines *Kontinuums* ineinander übergehen.

Der Terminus der **Symbiogenese** beschreibt schließlich die Gesamtheit jener Prozesse, die zur Aufnahme symbiotischer Wechselbeziehungen führen².

Symbiosen können sich entwickeln, um einen (ggf. bereits bestehenden) *Nährstofftransfer*³ effizienter zu gestalten oder das Besiedlungspotential (bzw. die ökologische Potenz) zu erweitern. Dabei werden die erbrachten Leistungen eines Symbionten i. d. R. durch die Fähigkeiten des bzw. der anderen aufgewogen und erwidert. Neben der (evtl. wechselseitigen) Bereitstellung von Nahrung können auch *Schutz*-⁴ oder *Transportfunktionen*⁵ zum Anlass genommen werden, kooperative Beziehungen einzugehen (vgl. NENTWIG et al. 2004).

¹ Im letzteren Sinne wurde dieser Terminus durch den deutschen Botaniker Anton de Bary Ende der 1870er Jahre geprägt (vgl. DE BARY 1879). Symbiosen sind demzufolge Formen der physisch engen (meist langfristigen) Vergesellschaftung zwischen Organismen unterschiedlicher Arten, wobei das gesamte Spektrum von antagonistischen bis kooperativen Wechselbeziehungen erfasst wird. Zur genaueren Charakterisierung solcher Interaktionen nutzt man von daher Zusätze wie „mutualistisch“, „parabiologisch“ oder „parasitisch“.

² Bisher wird der Begriff „Symbiogenese“ zumeist auf Prozesse bezogen, in deren Ergebnis neuartige Lebensformen aus einer symbiotischen Korrelation (nach erfolgtem horizontalem Gentransfer) hervorgehen; weitere Bemerkungen zur Begriffsbestimmung in diesem Sinne sind im Anhang 2 zu finden. Als Symbiogenese kann man aber ebenso *alle* Formen der Symbiosebildung ansprechen; in dieser sehr weit gefassten Definition wird jener Fachausdruck hier verstanden und genutzt. Weiterführende Literaturquellen zu unterschiedlichen Aspekten der Symbiosenforschung finden im Anhang 3 kurze Erwähnung.

³ Folgende Varianten können unterschieden werden: (a) Die *Endprodukte* eines Symbionten *dienen als Nährstoffe* für den anderen (= eine Form des „Recyclings“) wie z.B. bei Steinkorallen-Dinoflagellaten-Systemen tropischer Meere oder bei den Symbiosen zwischen Wiederkäuern und ihren Pansenmikroben, (b) Nährstoffdepots werden *mobilisiert* und *effizienter* ausgeschöpft, beispielsweise durch Mykorrhizen, sowie (c) ernährungsbedingte *Defizite* können *ausgeglichen* werden – wie bei Homopteren und vielen anderen Tiergruppen durch endosymbiotische Bakterien (vgl. BICK 1999; NENTWIG et al. 2004).

⁴ Diese Eigenschaft machen sich beispielsweise Grünalgen (Chlorophyta) und Cyanobakterien innerhalb der Flechtenthalli, die von ihren Pilzpartnern (Mykobionten) aufgebaut werden, zu Nutze. Weitere Fallbeispiele sind endosymbiotische Protisten in Korallen und anaerobe Mikroorganismen in den Verdauungssystemen der Tiere.

Präsenz und Abundanz rezenter Symbiosen

Dank der intensiven Erforschung unterschiedlichster Symbioseformen konnte der Kenntnisstand in den vergangenen Jahrzehnten deutlich erweitert werden. Aus der Fülle der zumeist spezifischen Daten lässt sich als vorläufiges Resümee formulieren, dass Symbiosen durchaus *keine* Randerscheinungen in der belebten Welt darstellen, sondern für jede Lebensform in irgendeiner Art und Weise von Bedeutung sein müssen (vgl. dazu BEGON et al. 1998).

Eukaryotische Vielzeller weisen im mikroskopischen Bereich zumeist \pm komplexe Beziehungsgeflechte mit einzelligen Kleinstorganismen auf, die (1) ektosymbiotisch auf den Körperoberflächen ihrer „Wirte“ oder (2) in deren unmittelbarer Umgebung leben bzw. (3) extrazellulär in Körperhöhlräumen oder (4) als intrazelluläre Endosymbionten vorkommen. Derartige Interaktionen zwischen Eukaryoten und (zumeist prokaryotischen) Mikroorganismen weisen alle denkbaren Varianten von fakultativen bis obligaten Beziehungsmustern auf. Relativ gut erforscht sind in diesem Zusammenhang z.B. die Mikrobiozöosen in den Verdauungssystemen der Tiere (v. a. bei Wiederkäuern und Insekten wie Termiten)⁶. Darüber hinaus stehen zahlreiche Studien über die Vielfalt symbiotischer Interaktionsmuster zwischen Vertretern unterschiedlicher (ein- und vielzelliger) Eukaryoten zur Verfügung (s. Anhang 3). Die große Präsenz des Symbiosephänomens in der Welt der eukaryotischen Lebensformen kann schließlich durch Befunde aus der Zytologie gestützt werden, da der symbiotische Ursprung der Euzysten für sehr wahrscheinlich gehalten wird⁷.

Die Tendenz zur Symbiosebildung ist also ausgesprochen vielfältig⁸ und in den *prokaryotischen Lebensgemeinschaften* nicht weniger allgegenwärtig: Zu einem Großteil organisieren sich Bakterien

⁵ Eine verbesserte oder erst ermöglichte Mobilität kommt z.B. einzelligen Endosymbionten (Bakterien, Archaeen, Algen, heterotrophen Protisten) in nicht-sessilen Wirtsorganismen (div. Tiergruppen) zu Gute; auch die Bestäubungssysteme der Zoophilie basieren maßgeblich auf dieser Funktion.

⁶ Vgl. BICK (1999) zur Pansensymbiose sowie DETTNER & PETERS (2003) zu den Endosymbiosen der Insekten.

⁷ Es ist anzunehmen, dass sich die rezenten Lebensgemeinschaften ohne Symbiosen lediglich aus Vertretern der Bakterien und Archaeen zusammensetzen würden. Erst im Zuge symbiogenetischer Prozesse wurde der Grundstein für die Entwicklung komplexerer zellulärer Strukturen und somit für die Entstehung eukaryotischer Organismen gelegt.

⁸ Unabhängig voneinander (*konvergent*) entwickelten sich immer wieder ähnliche Beziehungsmuster zwischen artverschiedenen Organismen, die eine weite Verbreitung in den Biozöosen aufzeigen und überaus erfolgreiche Entwicklungslinien darstellen, z.B. (1) die enge Korrelation zwischen einer Vielzahl autotropher Organismen und bestimmten Pilzen (Lichenisierung, Mykorrhizierung), (2) die Analogien zwischen Phototrophen (z.B. Landpflanzen mit Chloroplasten) und Chemolithoautotrophen (Pogonophoren der Hydrothermalquellen mit schwefeloxidierenden Bakterien), (3) die ausgesprochen große Vielfalt an Symbiosen zwischen (sonstigen) Autotrophen und Heterotrophen und (4) die Verdauungssymbiosen der Tiere (vgl. dazu auch Anhang 1).

und Archaeen in sog. Biofilmen bzw. Mikrobenmatten, in denen interspezifische Korrelationen⁹ häufig vorzufinden sind¹⁰.

Ökologische Relevanz der Symbiosen innerhalb rezenter Lebensgemeinschaften

Einigen sehr häufigen Symbioseformen kommt eine wichtige Funktion für *Stoff-, Energie- und Informationstransfers* zu. Werden ökologische Wechselbeziehungen durch enge Vergesellschaftungen *intensiviert*, so kann sich dies unmittelbar auf die Entwicklung der gesamten Biozönose auswirken. Die symbiotischen Korrelationen zwischen Vertretern unterschiedlicher Trophieebenen (Produzenten, Konsumenten und Destruenten) begünstigen nachweislich die *Beschleunigung der Nährstoffkreisläufe* und sorgen für eine *effizientere Ausschöpfung* der natürlichen Ressourcen, also für verbesserte *Nährstoffbilanzen* innerhalb der Ökosysteme; hier sind z.B. marine Symbiosen zwischen unterschiedlichen Protisten sowie zwischen autotrophen Einzellern und Wirbellosen zu nennen. Als Vertreter terrestrischer Biozönosen kommen in diesem Zusammenhang u. a. stickstoff-fixierende Symbiosen, Flechten und Mykorrhizen in Betracht.

In vielen artenreichen Ökosystemen sind Symbiosen maßgeblich an der *Nährstoffrückhaltung und -pufferung* beteiligt. Die von den jeweiligen Primärproduzenten fixierten (anorganischen) Nährstoffe können langfristig in den Biozönosen verbleiben, indem deren *Wiederverfügbarkeit* und Mehrfachnutzung ermöglicht wird. Durch unterschiedliche Ausprägungen des „Recyclings“ sind zahlreiche Symbiosen in der Lage, dem potentiellen „Verlust“ essentieller Nährstoffe in besonderem Maße entgegenzuwirken. Diese Prozesse können beispielsweise in tropischen Riffsystemen, bedingt durch die zooxanthellenhaltigen Korallen, oder in tropischen Regenwäldern bei (arbuskulären) Mykorrhizen sowie epiphytischen Flechten beobachtet werden.

Symbiotische Gemeinschaften können darüber hinaus die Sukzession, vor allem bei Prozessen der *Neu- und Wiederbesiedlung*, beschleunigen. Diese Funktionen erfüllen beispielsweise die N₂-fixierenden Assoziationen von Leguminosen bzw. actinorrhizenbildenden Gehölzen mit ihren

⁹ In der Literatur ist mitunter von Konsortien, Aggregationen, Synergismen oder Syntrophien die Rede (SAUERMOST et al. 1999-2004), doch handelt es sich bei diesen Vergesellschaftungsformen zumeist um Symbiosen im oben definierten Sinne.

¹⁰ Sobald man auch den prokaryotischen Lebensformen Beachtung zukommen lässt, stellt man fest, dass selbst diese eine Vielzahl enger zwischenartlicher Beziehungsmuster aufweisen. Solche Vergesellschaftungen reichen in ihren Ursprüngen nicht selten weiter zurück als die Entstehung der ersten organellenhaltigen, komplexen Zellen (Euzyten). Gerade die Symbiosen zwischen Bakterien bzw. bakterienähnlichen Prokaryoten (Archaeen) führen vor Augen, dass das enge Zusammenleben artverschiedener (aber auch artgleicher) Organismen eine entwicklungsgeschichtlich sehr alte und bewährte Lebensstrategie zu sein scheint.

bakteriellen Symbiosepartnern – aber auch Flechten und Mykorrhizen. Außerdem sind in Symbiosen lebende Organismen nicht selten wichtige *Strukturgeber* in ihren Habitaten¹¹ und / oder nehmen eine zentrale ökologische Stellung (als sog. *Schlüsselorganismen*) ein¹².

Ogleich eine große Literaturvielfalt zum Forschungsgebiet zwischenartlicher Interaktionen vorliegt (siehe dazu Anhang 3), werden gesamtökologische Bezüge nur relativ selten besprochen. Prägnante Übersichten zur Bedeutung terrestrischer Symbiosen in ökosystemarer Hinsicht stellten KAPPEN et al. (1998) und RABOTNOV (1995) zusammen¹³.

Fazit

Die bisherige Einschätzung, Symbiosen und Mutualismen in den natürlichen Beziehungsgefügen als seltene oder zumindest als beiläufige Phänomene interpretieren zu können, musste mittlerweile deutlich revidiert werden. Diesen Formen des zwischenartlichen Interagierens sind in vielen Lebensgemeinschaften zentrale ökologische Funktionen zuzusprechen, was sich beim Blick auf unterschiedlichste, sowohl aquatische als auch terrestrische, Lebenssysteme mit einer Fülle von Beispielen belegen und konkretisieren lässt (s. Anhang 1).

¹¹ Am Aufbau der rezenten tropischen Riffstrukturen sind die Korallenpolypen, die mit Dinoflagellaten assoziiert sind, maßgeblich beteiligt. Weiterhin schaffen z.B. mykorrhizierte Landpflanzen erst den Lebensraum für eine Vielzahl anderer Arten.

¹² Zooxanthellate Steinkorallen bilden im Prinzip die Basis der marinen Primärproduktion innerhalb der Korallenriff-Ökosysteme; in manchen (terrestrischen) Biozönosen der subpolaren Breiten spielen z.B. bestandsbildende Flechten eine derartige Schlüsselrolle.

¹³ Die Autoren nehmen vor allem auf stickstofffixierende Symbiosen, Flechten und Mykorrhizen Bezug. Darüber hinaus liegt eine weit reichende Einführung in die Biologie, Ökologie und Evolutionsgeschichte mutualistischer Systeme von BOUCHER (1985) vor; zu positiven Interaktionen innerhalb von Phytozönosen sind außerdem die Ausführungen von GIGON & RYSER (1986), GIGON (1994), GIGON (1999) sowie GIGON & RYSER (2000) sehr aussagekräftig.

Literatur

- ALLEN, M. F.** (1991): The Ecology of Mycorrhizae. Cambridge University Press; Cambridge, New York u. a.
- BARY, A. DE** (1879): Die Erscheinung der Symbiose. K. J. Trübner Verlag; Strassburg.
- BEGON, M.; HARPER, J. L.; TOWNSEND, C. R.** (1998): Ökologie. Spektrum, Akademischer Verlag; Heidelberg, Berlin.
- BICK, H.** (1999): Grundzüge der Ökologie. Spektrum, Akademischer Verlag; Heidelberg, Berlin.
- BOUCHER, D. H.** (Hrsg.) (1985): The biology of mutualism: ecology and evolution. Croom Helm; London, Sydney.
- BRUNDRETT, M.** (2004): Diversity and classification of mycorrhizal associations. *IN*: Biological Reviews, Cambridge Philosophical Society; Cambridge University Press; Bd. 79: 473-495.
- BUCHNER, P.** (1953): Endosymbiose der Tiere mit pflanzlichen Mikroorganismen. Reihe der experimentellen Biologie, Bd. 12; Verlag Birkhäuser; Basel, Stuttgart.
- CHILDRESS, J. J.; FELBECK, H.; SOMERO, G. N.** (1991): Symbiose in der Tiefsee. *IN*: Spektrum, Akademischer Verlag (1991): Biologie der Meere. Heidelberg.
- DETTNER, K.; PETERS, W.** (Hrsg.) (2003): Lehrbuch der Entomologie. Spektrum, Akademischer Verlag; Heidelberg, Berlin.
- DIGHTON, J.** (2003): Fungi in Ecosystem Processes. Marcel Dekker; New York, Basel.
- DOUGLAS, A. E.** (1994): Symbiotic interactions. Oxford University Press; Oxford, New York, Tokyo.
- FAMINCYN, A.** (1912): Die Symbiose als Mittel der Synthese von Organismen. *IN*: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft; 1912; Bd. 30; Verlag Gebrüder Borntraeger; Berlin.
- FAMINTZIN (FAMINCYN), A.** (1906): Die Symbiose als Mittel der Synthese von Organismen. *IN*: Biologisches Centralblatt (Hrsg.: Rosenthal, J.) (1907), Bd. 27 (XXVII), Nr. 12.
- FESTER, T.; PEERENBOOM, E.; WEIß, M.; STRACK, D.** (2003): Mykorrhiza. Internet-Präsentation; Leibnitz-Institut für Pflanzenbiochemie; Halle.
<http://www.ipb-halle.de/myk/> [Stand 12.07.2005]
- FLEMMING, H.-C.; WINGENDER, J.** (2001): Biofilme – die bevorzugte Lebensform der Bakterien. *IN*: Biologie unserer Zeit (2001), Nr. 3: 169 ff; VCH Verlagsgesellschaft; Weinheim.
- FRÄNZLE, O.; MÜLLER, F.; SCHRÖDER, W.** (Hrsg.) (1996-2003): Handbuch der Umweltwissenschaften. Grundlagen und Anwendungen der Ökosystemforschung; Ecomed-Verlag; Landsberg am Lech.
- FRITSCH, W.; LAPLACE, F.** (1999): Mikrobiologie. Spektrum, Akademischer Verlag; Heidelberg, Berlin.
- GEUS, A.; HÖXTERMANN, E.; MÜLLER, I.** (1998): Bakterienlicht & Wurzelpilz - Endosymbiosen in Forschung und Geschichte. Basiliken-Presse; Marburg an der Lahn.
- GIGON, A.; RYSER, P.** (1986): Positive Interaktionen zwischen Pflanzenarten. (Teil 1) *IN*: Veröffentlichungen des Geobotanischen Instituts der Eidgenössischen Technischen Hochschule; Stiftung Rübel; Bd. 87: 372-387; Zürich.
- GIGON, A.** (1994): Positive Interaktionen bei Pflanzen in Trespen-Halbtrockenrasen. *IN*: PFADENHAUER, JÖRG (Hrsg.) (1994): Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie; Bd. 23; Freising-Weihenstephan.
- GIGON, A.** (1999): Positive Interaktionen in einem alpinen Blumenpolster. *IN*: Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft, Bd. 11: 321-330; Hannover.
- GIGON, A.; RYSER, P.** (2000): Wie leben die vielen Pflanzenarten in einer Halbtrockenwiese zusammen? *IN*: Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Schaffhausen, Bd. 45: 25-36.

- GOREAU, T. F.; GOREAU, N. I.; GOREAU, T. J.** (1991): Korallen und Korallenriffe. *IN: Spektrum, Akademischer Verlag* (1991): Biologie der Meere. Heidelberg.
- GÖRTZ, H.-D.** (1988): Formen des Zusammenlebens: Symbiose, Parasitismus und andere Vergesellschaftungen von Tieren. Wissenschaftliche Buchgesellschaft; Darmstadt.
- GRAF, F.** (2004): Mykorrhizapilze als Bodenbauer und Pflanzenernährer. *IN: Hotspot – Vielfalt der Pilze, Biodiversität: Forschung und Praxis im Dialog, Informationen des Forum Biodiversität Schweiz, Heft 10/2004.* http://www.biodiversity.ch/download/Hotspot_10-2004_dt.pdf [Stand: 24.06.2005].
- HARLEY, J. L.; SMITH, S. E.** (1983): Mycorrhizal symbiosis. Academic Press; London, New York u. a.
- HAUSMANN, K. & KREMER, B. P.** (1993): Extremophile – Mikroorganismen in ausgefallenen Lebensräumen. VCH Verlagsgesellschaft; Weinheim.
- VAN DER HEIJDEN, M. G. A.; KLIRONOMOS, J. N.; URSIC, M.; MOUTOGLIS, P.; STREITWOLF-ENGEL, R.; BOLLER, T.; WIEMKEN, A.; SANDERS, I. R.** (1998): Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *IN: Nature, Nov. 1998, Vol. 396: 69-72; Macmillan Publishers Ltd.*
- VAN DER HEIJDEN, M. G. A.; SANDERS, I. R.** (Hrsg.) (2002): Mycorrhizal ecology. Springer Verlag; Berlin, Heidelberg.
- HOWE, H. F.; WESTLEY, L. C.** (1993): Anpassung und Ausbeutung: Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Tieren. Spektrum, Akademischer Verlag; Heidelberg, Berlin, Oxford.
- HÖXTERMANN, E.** (1998): Konstantin S. Merežkowskij und die Symbiogenesetheorie der Zellevolution. *IN: GEUS et al.* (1998).
- INGRAM, D. S.; WILLIAMS, P. H.** (Hrsg.) (1993): Advances in plant pathology. Vol. 9: Mycorrhiza synthesis; Academic press; London, San Diego, New York, Sydney, Tokyo, Toronto.
- ISAAC, SUSAN** (1991): Fungal-Plant Interactions. Chapman & Hall; London, New York, Tokyo, Melbourne, Madras.
- KAPPEN, L.; SATTELMACHER, B.; DITTERT, K.; BUSCOT, F.** (1998): Symbiosen in ökosystemarer Hinsicht. *IN: FRÄNZLE et al.* (Hrsg.) (1996-2003): Kapitel IV-3.5.
- KARSTEN, U.; KÜHL, M.** (1996): Die Mikrobenmatte – das kleinste Ökosystem der Welt. *IN: Biologie unserer Zeit; 26. Jahrgang 1996; Nr. 1: 16 ff; VCH Verlagsgesellschaft; Weinheim.*
- KHAKHINA, L. N.** (1992): Concepts of Symbiogenesis – A historical and critical study of the research of Russian botanists. (A Russian and Western history of symbiosis as an evolutionary mechanism); Yale University Press; New Haven, London.
- KRATOCHWIL, A.; SCHWABE, A.** (2001): Ökologie der Lebensgemeinschaften - Biozönologie. Reihe: UTB für Wissenschaft, Bd. 8199; Ulmer-Verlag; Stuttgart.
- KRUMBEIN, W. E.; VILLBRANDT, M.** (1993): Biofilme und Mikrobenmatten extremer Lebensräume. *IN: HAUSMANN & KREMER* (1993).
- KRUMBEIN, W. E.; SCHOLZ, J.** (1994): Entwicklung tropischer Korallenriffe. *IN: Biologie unserer Zeit; 24. Jahrgang 1994; Nr. 2: 96 ff; VCH Verlagsgesellschaft; Weinheim.*
- MALLOCH, D. W.; PIROZYNSKI, K. A.; RAVEN, P. H.** (1980): Ecological and evolutionary significance of mycorrhizal symbiosis in vascular plants (A Review). *IN: Proc. Natl. Acad. Sci. USA, Bd. 77 (4): 2113-2118.*
- MARGULIS, L.** (1999): Die andere Evolution. Spektrum, Akademischer Verlag; Heidelberg, Berlin.
- MARTIN, K.** (2002): Ökologie der Biozönosen. Springer-Lehrbuch; Springer-Verlag; Berlin, Heidelberg, New York u.a.
- MERESCHKOWSKY, C.** (1905): Über Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreiche. *IN: Biologisches Centralblatt* (Hrsg.: Rosenthal, J.); Bd. 25 (XXV); Nr. 18 und 21.

- MERESCHKOWSKY, C.** (1910): Theorie der zwei Plasmaarten als Grundlage der Symbiogenese, einer neuen Lehre von der Entstehung der Organismen. *IN: Biologisches Centralblatt* (Hrsg.: Rosenthal, J.); Bd. 30 (XXX); Nr. 8, 9, 10 und 11.
- MEYER-REIL, L.-A.** (2005): Mikrobiologie des Meeres – Eine Einführung. Facultas Universitätsverlag; Wien.
- NENTWIG, W.; BACHER, S.; BEIERKUHNLIN, C.; BRANDL, R.; GRABHERR, G.** (2004): Ökologie. Spektrum, Akademischer Verlag; Heidelberg, Berlin.
- OSCHE, G.** (1977): Ökologie: Grundlagen, Erkenntnisse, Entwicklungen der Umweltforschung. Herder-Verlag; Freiburg, Basel, Wien.
- PARACER, S.; AHMADJIN, V.** (2000): Symbiosis – an introduction to biological associations. Oxford Univ. Press; Oxford.
- PENNISI, E.** (2004): The Secret Life of Fungi. *IN: Science*, Vol. 304, 11 June 2004.
- POLOMSKI, J.; KUHN, N.** (1998): Wurzelsysteme. (Hrsg.: Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft [WSL/FNP], Birmensdorf); Paul Haupt Verlag; Bern, Stuttgart, Wien.
- RABOTNOV, T. A.** (1995): Phytozoölogie: Struktur und Dynamik natürlicher Ökosysteme. Reihe: UTB für Wissenschaft (Große Reihe); Ulmer-Verlag; Stuttgart.
- READ, D. J.; LEWIS, D. H.; FITTER, A. H.; ALEXANDER, I. J.** (1992): Mycorrhizas in ecosystems. CAB International; Wallingford.
- READ, D. J.** (1993): Mycorrhiza in plant communities. *IN: INGRAM & WILLIAMS* (1993: 1-31).
- SAUERMOST, R.** et al. (1999-2004): Lexikon der Biologie. (in 15 Bänden: Bd. 1, 1999; Bd. 2, 1999; Bd. 3, 2000; Bd. 4, 2000; Bd. 5, 2000; Bd. 6, 2001; Bd. 7, 2001; Bd. 8, 2002; Bd. 9, 2002; Bd. 10, 2002; Bd. 11, 2003; Bd. 12, 2003; Bd. 13, 2004; Bd. 14, 2004); Spektrum, Akademischer Verlag; Heidelberg.
- SCHMIDT, A.** (2005): Die Relevanz mutualistischer Wechselbeziehungen für die Entwicklung ökologischer Systeme. Diplomarbeit im Studiengang Naturschutz und Landschaftsplanung; Hochschule Anhalt (FH), Hochschule für angewandte Wissenschaften, Fachbereich Landwirtschaft, Ökotrophologie, Landespflege; Bernburg.
- SCHÖLLER, H.** (Hrsg.) (1997): Flechten: Geschichte, Biologie, Systematik, Ökologie, Naturschutz und kulturelle Bedeutung. Begleitheft zur Ausstellung „Flechten - Kunstwerke der Natur“; Reihe: Kleine Senckenberg-Reihe, Nr. 27; Verlag Kramer; Frankfurt am Main.
- SCHWANTES, H. O.** (1996): Biologie der Pilze: Eine Einführung in die angewandte Mykologie. Reihe: UTB für Wissenschaft, Uni-Taschenbücher, Bd. 1871; Ulmer Verlag; Stuttgart.
- SCHWEMMLER, W.** (1979): Mechanismen der Zellevolution – Grundriss einer modernen Zelltheorie. Verlag de Gruyter; Berlin u. a.
- SCHWEMMLER, W.** (1991): Symbiogenese als Motor der Evolution: Grundriss einer theoretischen Biologie. Parey Verlag; Berlin, Hamburg.
- SECKBACH, J.** (Hrsg.) (2002): Symbiosis – mechanisms and model systems. Kluwer, Acad. Publ.; Dordrecht.
- SITTE, P.** (1991): Die Zelle in der Evolution des Lebens. *IN: Biologie in unserer Zeit*; 21. Jahrgang 1991; Nr. 2; VCH Verlagsgesellschaft; Weinheim.
- SITTE, P.** (2001): Symbiogenese in der Zell- und Lebens evolution. *IN: STORCH et al.* (2001).
- SMITH, S. E.; READ, D. J.** (1997): Mycorrhizal Symbiosis. Academic Press, London.
- STEFFENS, F.; ARENDHOLZ, W.-R.; STORRER, J. G.** (1994): Die Ektomykorrhiza: Eine Symbiose unter der Lupe. *IN: Biologie unserer Zeit*; 24. Jahrgang 1994; Nr. 4: 211 ff; VCH Verlagsgesellschaft; Weinheim.
- STORCH, V.; WELSCH, U.; WINK, M.** (2001): Evolutionsbiologie. Springer Verlag; Berlin, Heidelberg, New York u. a.

STRACK, D.; FESTER, T.; HAUSE, B.; WALTER, M. H. (2001): Eine unterirdische Lebensgemeinschaft – Die arbuskuläre Mykorrhiza. *IN: Biologie unserer Zeit*; 31. Jahrgang 2001; Nr. 5: 286 ff; VCH Verlagsgesellschaft; Weinheim.

VARMA, A.; HOCK, B. (Hrsg.) (1998): Mycorrhiza - Structure, Function, Molecular Biology and Biotechnology. Springer Verlag; Berlin, Heidelberg, New York u. a.

WERNER, D. (1987): Pflanzliche und mikrobielle Symbiosen. Thieme-Verlag; Stuttgart, New York.

Anhang 1: Diversität symbiotischer Korrelationen

Symbiosen zwischen Vertretern unterschiedlicher Organismengruppen anhand ausgewählter Beispiele (verändert nach SCHMIDT 2005).

		Prokaryoten		Eukaryoten			
		Bakterien und Archaeen		Ein- und Vielzeller	Vielzeller		
				Protisten (heterotrophe und autotrophe Formen)	Tiere	Pilze	Pflanzen
Prokaryoten	Bakterien / Archaeen	1	2	4	7	11	
	Ein- und Vielzeller	2	3	5	8	12	
Eukaryoten	Protisten	2	3	5	8	12	
	Tiere	4	5	6	9	13	
	Pilze	7	8	9	10	14	
	Pflanzen	11	12	13	14	15	

Erläuterungen:

1. Biofilme, Mikrobennatten; mikrobielle Lebensgemeinschaften in den Verdauungssystemen von Tieren.
2. Diatomeen und andere Einzeller mit Cyanobakterien; diverse aquatische Protisten mit heterotrophen Bakterien (z.B. bei Ciliaten wie *Paramecium*); *Pelomyxa palustris* mit verschiedenen Bakterienstämmen.
3. Symbiosen zwischen aquatischen heterotrophen und autotrophen Einzellern: z.B. Amöben oder Ciliaten mit Grünalgen; Foraminiferen oder Radiolarien mit Dinoflagellaten.
4. Aquatische Wirbellose (z.B. marine Schwämme) mit endosymbiotischen Cyanobakterien; Wirbellose der Hydrothermalquellen (Pogonophoren / div. Muscheln) mit endosymbiotischen Schwefelbakterien; Tiere mit endosymbiotischen Prokaryoten in ihren Verdauungsorganen; spezifische obligate Korrelationen zwischen Insekten und Prokaryoten (z.B. Ausbildung von Mycetocyten und Mycetomen); marine Weichtiere (Kopffüßer), Manteltiere (wie Feuerwalzen) oder Knochenfische mit Leuchtbakterien.

5. Korallen mit endosymbiotischen Dinoflagellaten; diverse aquatische Wirbellose mit Grünalgen („Zoochlorellen“) oder Dinoflagellaten („Zooxanthellen“); spezielle Mikrobengemeinschaften (u. a. Ciliaten bzw. Flagellaten) in den Darmsystemen der Wiederkäuer bzw. in Vertretern der Termiten.
6. Bestimmte Fischarten bzw. Einsiedlerkrebse mit Aktinien; Putzersymbiosen; Trophobiosen (Ameisen und verschiedene Gruppen der Pflanzensaftsauger).
7. Pilze mit Cyanobakterien (*Geosiphon pyriforme* mit *Nostoc*; Gallertflechten).
8. Pilze mit Grünalgen (Grünalgenflechten).
9. Pilzzüchtende Ameisen, Termiten, Borkenkäfer und Holzwespen.
10. Lebensgemeinschaften aus unterschiedlichen Flechten; Hyphen- bzw. Mykorrhizanetzwerke.
Es bleibt zu klären, inwiefern unmittelbare symbiotische Wechselbeziehungen zwischen unterschiedlichen Pilzarten innerhalb dieser Lebensgemeinschaften eingegangen werden.
11. Gefäßpflanzen mit stickstofffixierenden Prokaryoten (wie Cyanobakterien oder Actinomyceten); Leguminosen mit Rhizobien bzw. Bradyrhizobien (Wurzelknöllchenbildung).
12. Algenkolonien, z.B. aus einzelligen Algen, auf Land- und Wasserpflanzen (Epökie).
13. Bestäubungssymbiosen (Sonderfälle der Zoophilie); spezifische Beziehungen zwischen Ameisen und Pflanzen (Myrmekophyten).
14. Landpflanzen mit spezifischen Bodenpilzen (verschiedenste Ausprägungen der Mykorrhiza).
15. Epiphytische Pflanzen (Epökie z.B. durch Bromelien).

Anhang 2: Bemerkungen zum Begriff der Symbiogenese

Der Terminus der *Symbiogenese* ist bislang vor allem in der Diskussion der *Endosymbiontentheorie* gebräuchlich und bezieht sich auf Prozesse, bei denen „neue Arten durch die Verschmelzung und genetische Integration zweier Symbionten“ entstehen (SAUERMOST et al. 2004, Bd. 13).

Als einer der Begründer der Symbiogenesetheorie gilt Konstantin S. Mereschkowsky, der zu Beginn des 20. Jahrhunderts erstmals die Evolution eukaryotischer Zellen auf Endosymbiosen zurückführte und dabei im Besonderen die Plastiden als Nachfahren bakterieller Symbionten ansprach (vgl. dazu MERESCHKOWSKY 1905: 593 ff.; 1910: 278 ff., und HÖXTERMANN 1998: 11 ff.). Auch Mereschkowskys Zeitgenosse Andrej Famintzin vertrat diese These, – wobei er bereits Ende des 19. Jahrhunderts ein eigenes Endosymbiosekonzept formuliert hatte (vgl. HÖXTERMANN 1998: 24 f.). Er betonte u. a., „dass mit der Zeit [...] die typischen Organismen sich als Konsortien herausstellen werden und die Symbiose als eines der Mittel bei der Synthese von Organismen erkannt wird“ (FAMINTZIN 1906: 355; s. auch Darlegungen in FAMINCYN 1912: 435 ff.). Weitere nennenswerte Vertreter der Symbiogeneseforschung in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts waren Boris Kozo-Poljanskij und Ivan Wallin (vgl. HÖXTERMANN 1998: 25ff. und KHAKHINA 1992: 62ff., 149ff.). Ende der 1960er Jahre

entwarf Lynn Margulis die Grundlagen der modernen Endosymbiontentheorie, die seitdem um eine Vielzahl von Argumenten und Indizien erweitert werden konnte (vgl. MARGULIS 1999; SITTE 1991; 2001 sowie SCHWEMMLER 1979; 1991).

Anhang 3: Ausgewählte Quellen aus der Fachliteratur über Symbiosen

Die Geschichte der Symbiosenforschung ist in GEUS et al. (1998) sehr übersichtlich und prägnant dargestellt. Historische Sichtweisen der *Symbiogenese* können durch das Studium der Schriften von FAMINCIN [bzw. FAMINTZIN] (1906; 1912), MERESCHKOWSKY (1905; 1910) und KHAKHINA (1992) nachvollzogen werden. In der Gegenwart ist dieser Terminus weniger gebräuchlich und wird lediglich von Autoren wie SCHWEMMLER (1991) und SITTE (1991; 2001) aufgegriffen.

Allgemein verständliche Einführungen in die Vielfalt symbiotischer bzw. mutualistischer Wechselbeziehungen sind beispielsweise BEGON et al. (1998), BICK (1999), HOWE & WESTLEY (1993), KRATOCHWIL & SCHWABE (2001), MARTIN (2002), OSCHKE (1977) und RABOTNOV (1995) zu entnehmen; komplexe wissenschaftliche Ausarbeitungen zu Symbiosen finden sich bei PARACER & AHMADJIAN (2000), SECKBACH (2002) und DOUGLAS (1994). Des Weiteren sind einige Quellen zu spezifischen Symbioseformen zu benennen: unter anderem GÖRTZ (1988) zu Symbiosen bei Tieren insgesamt, DETTNER & PETERS (2003) sowie BUCHNER (1953) in erster Linie über die Symbiosen der Insekten. Zu marinen Vergesellschaftungen äußern sich beispielsweise CHILDRESS et al. (1991), GOREAU et al. (1991) sowie KRUMBEIN & SCHOLZ (1994) – jeweils im Hinblick auf tropische Korallenriffe. Um Aufschluss über mikrobielle Assoziationen zu bekommen, sei auf FLEMMING & WINGENDER (2001), FRITSCHKE & LAPLACE (1999), KARSTEN & KÜHL (1996), KRUMBEIN & VILLBRANDT (1993) sowie MEYER-REIL (2005) und WERNER (1987) verwiesen. In SCHÖLLER (1997) werden die Flechten sehr informativ und umfassend vorgestellt; prägnante Einführungen bieten beispielsweise auch SCHWANTES (1996) und ISAAC (1991). POLOMSKI & KUHN (1998), STEFFENS et al. (1994), STRACK et al. (2001), SCHWANTES (1996), WERNER (1987), MALLOCH et al. (1980), ISAAC (1991), READ (1993), DIGHTON (2003), PENNISI (2004), BRUNDRETT (2004), VAN DER HEIJDEN et al. (1998), GRAF (2004) und FESTER et al. (2003) bieten kompakte Übersichten zum Forschungsfeld der Mykorrhizen; besonders detailliert werden diese Symbiosen zwischen Pilzen und Pflanzen bei HARLEY & SMITH (1983), ALLEN (1991), READ et al. (1992), SMITH & READ (1997), VARMA & HOCK (1998) sowie VAN DER HEIJDEN & SANDERS (2002) besprochen.